

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XII. Band.

15. März 1892.

Nr. 5.

Inhalt: **Warburg**, Ueber Ameisenpflanzen (Myrmekophyten). — **Wierzejski**, Ueber das Vorkommen von *Carterius Stepanovii* Petr und *Heteromeyenia repens* Potts in Galizien. — **Fürbringer**, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane (8. Stück). — **Haeckel**, Anthropogenie. — Berichtigungen.

Ueber Ameisenpflanzen (Myrmekophyten).

Von **O. Warburg**.

Seit einer Reihe von Jahren stehen die sogenannten Ameisenpflanzen bei den Botanikern im Vordergrund des Interesses, wenn gleich gewisse Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen schon seit geraumer Zeit, wenn man will, seit 2 $\frac{1}{2}$ Jahrhunderten bekannt sind. Das Wort Ameisenpflanze bedeutet in seiner weitesten Auslegung solche Pflanzen, die zu Ameisen in irgend einer geregelten Beziehung stehen; gewöhnlich sagt man myrmekophile Pflanzen, eigentlich ein nicht ganz glücklich gewähltes Wort, das schon gewissermaßen eine Hypothese in sich schließt, indem es voraussetzt, dass die Pflanzen ein gewisses biologisches Interesse daran haben, von Ameisen besucht zu werden, etwa wie hygrophile Pflanzen feuchte, xerophile trockne Standorte wirklich bevorzugen. Wir wollen deshalb diese Pflanzenkategorie lieber einfach als Myrmekophyten bezeichnen, während an Stelle der unschön klingenden Worte Myrmekophytie und myrmekophytisch besser die Worte Myrmekosymbiose und myrmekosymbiotisch zu setzen sind, Bezeichnungen, für welche der Umstand spricht, dass sie nur Thatsächliches ausdrücken, ohne irgendwelche Hypothesen oder Bilder in sich zu verbergen.

Wie schon der Parallelausdruck myrmekophil zeigt, sind der Myrmekosymbiose alle die Fälle nicht zu subsummieren, wo die Pflanze nur gelegentlich Ameisenbesuch empfängt, ebenso wie man ja auch zu den Xerophyten solche Pflanzen nicht zu rechnen pflegt, die sich nur gelegentlich an trockne Standorte verirren. Würde man

nämlich diese Beschränkung nicht annehmen, so wären fast alle Pflanzen Myrmekophyten; wenn schon bei uns der Blattläuse wegen beinahe alle Pflanzen gelegentlich von Ameisen besucht werden, so ist dies in den Tropen in noch weit höherem Maße der Fall, namentlich in feuchten Gegenden, wo während der Regenzeit fast überall der Boden gelegentlich derart mit Wasser durchtränkt, wenn nicht gar überschwemmt ist, dass es den Ameisen vielfach unmöglich wird, ihre Nester in der Erde anzulegen, wollen sie ihre Brut vor dem Ersaufen, ihre Vorräte vor dem Verderben schützen. So bauen denn dort die meisten Ameisenarten ihre Nester auf den Pflanzen, sei es dass sie die Blätter zu diesem Zweck miteinander verweben, sei es dass sie sich papiermachéartige Nester an den Zweigen bauen, oder endlich dass sie irgendwelche geschützte Hohlräume oder wenigstens mit Regendach versehene konkave Flächen dazu aufsuchen. Dies sind Thatsachen, die sich jedem Reisenden in den Tropen unweigerlich aufdrängen, wenn beim Durchdringen des Gebüsches die bissigen Schaaren auf ihn herabstürzen oder wenn die die Bäume erkletternden Eingeborenen plötzlich blitzschnell wieder herabgleiten, weil irgend eine Ameisenkolonie ihnen den Weg verlegt hat. Sehr beliebten Aufenthaltsort gewährt das Wurzelgeflecht epiphytischer Orchideen, ferner wurzelkletternder Lianen, auch eingerollte Blattstiele der Araceen etc. Deshalb aber alle diese Pflanzen als Myrmekophyten zu bezeichnen, würde entschieden zu weit führen; vielmehr thut man gut, den Ausdruck Myrmekosymbiose zu beschränken auf solche Pflanzen, die in der einen oder andern Weise anatomische oder morphologische erbliche Eigentümlichkeiten aufweisen, die wir uns nicht anders als in Relation zu Ameisen entstanden denken können, mit andern Worten Abänderungen des normalen Typus, die wir wenigstens vor der Hand als Mittel betrachten müssen, dazu bestimmt, den Ameisen nützlich zu sein.

Nachdem dieses vorausgeschickt, wenden wir uns jetzt zu den zwei Hauptlockmitteln für Ameisen, die den Pflanzen zur Verfügung stehen; es ist entweder Nahrung, oder Unterschlupf resp. Wohnungsgelegenheit. Wir wollen hiernach die Myrmekophyten einteilen in myrmekotrophe Pflanzen (also solche, welche die Ameisen mit Nahrung versehen), und ferner in myrmekodome Pflanzen (d. h. solche, die den Ameisen eine Behausung, resp. ein Schutzdach zur Verfügung stellen); diejenigen Pflanzen endlich, welche die Ameisen sowohl beherbergen als auch mit Nahrung versehen, also Gastfreundschaft im weitesten Sinne üben, mögen myrmekoxene Pflanzen genannt werden. — Selbstverständlich sind sowohl Nahrung als auch Behausung vielerlei Variationen fähig; als Nahrung kommen namentlich Kohlehydrate und Proteinstoffe in Betracht, geliefert durch Nektarien, wohl auch Fruchtfleisch, resp. besondere Drüsenorgane; als Wohnung können vorgebildete Hohlräume in Stengeln, in oder unter

den Blättern, an den Früchten, endlich auch leicht auszuhöhlendes Gewebe dienen, ferner wäre es a priori nicht undenkbar, dass die Pflanzen den Ameisen auch Material zum Bauen der Nester zur Verfügung stellten, oder dass sie den Ameisenwohnorten Schutz gegen deren Feinde gewährten.

Um mit den myrmekotrophen Pflanzen zu beginnen, so würden nach der Ansicht gewisser Forscher, vor allem Delpino's, der sich ganz besonders um die Erforschung dieser Verhältnisse verdient gemacht hat, alle Pflanzen mit extranuptialen Nektarien zu denselben zu rechnen sein, also alle Pflanzen, die solche Nektarien besitzen, welche nicht für die Anlockung kreuzungsvermittelnder Tiere bestimmt sind, einerlei ob diese Nektarien auf den Vegetationsorganen sich befinden, oder an den Blüten. Es sei hierbei bemerkt, dass die Ausdrücke extrafloral und extranuptial sich durchaus nicht decken; extrafloral bezeichnet nur die örtliche Lage, extranuptial schließt schon eine Art Zweckbestimmung in sich; florale, aber extranuptiale Nektarien auf dem Kelch besitzen z. B. *Clerodendron*, *Catalpa* etc., ferner zeigen Compositen aus den Gattungen *Centaurea*, *Serratula*, *Helianthus*, *Jurinea* an den Hüllschuppen der Blütenköpfchen eine starke Absonderung von Nektar, welche auf die Ameisen ganz besondere Anziehungskraft ausübt. Für *Jurinea mollis* hat Wettstein den Nutzen durch den Ameisenschutz experimentell nachgewiesen, unter 50 von Ameisen besuchten Blütenköpfchen waren 47 unversehrt aufgeblüht, unter 50 den Ameisen unzugänglich gemachten Blütenköpfen dagegen gelangten nur 27 unversehrt zur Blüte, während 17 mehr oder weniger erheblich von Insekten angefressen waren. Neuerdings hat Burek in Buitenzorg sich mit der Frage beschäftigt und glaubt für *Fragaria*, *Gmelina*, Bignoniaceen und *Ipomoea*-Arten nachweisen zu können, dass durch die Nektarien an den Blütenkelchen mittels der dadurch herbeigeloekten Ameisen die Blüten gegen Einbruch unberufener Gäste, namentlich gegen die Durchnagung der Blumenkrone durch die großen Holzbienen hinlänglich geschützt werden, und somit der Nektar der inneren Blüte den rechtmäßigen Kreuzungsvermittlern oder wenigstens auf dem vorgezeichneten Wege eindringenden Gästen erhalten bleibt. Er hat in der That, freilich fast nur an Insekten in der Gefangenschaft, beobachtet, dass Ameisen die großen Bienen in die Flucht zu schlagen vermögen, und ferner, dass die Blüten der infolge solcher Nektarien durch Ameisen beschützten Arten fast gar nicht seitlich angebohrt werden, während die im Garten daneben stehenden verwandten Arten ohne derartigen Schutz fast nur angebohrte Blüten aufweisen. Arten derselben Gattungen, die zu erfolgreicher Selbstbestäubung übergegangen sind, können natürlich eines derartigen Schutzes entraten, und so glaubt Burek auch gerade bei solchen Arten, die keine floralen extranuptialen Nektarien besitzen, Anpassungen für Selbstbestäubung kon-

statieren zu können. Der Hauptpunkt der ganzen Frage ist aber der, ob bei derselben Pflanzenart die infolge des Fehlens des Ameisen-schutzes von außen angebohrten Blüten weniger oder schlechteren Samen produzieren als die, welche von Ameisen besucht werden, und bis hierüber keine direkten Versuche angestellt sind, können die von Burck gezogenen Schlüsse wohl als wahrscheinlich, nicht aber als positiv erwiesen gelten.

Der Pflanzen mit nichtfloralen extranuptialen Nektarien gibt es eine solche Menge, dass es sich nicht lohnt auf dieselben im Besonderen einzugehen; Delpino hat 1886—88 schon eine außerordentlich große Liste zusammengestellt, die aber durch neuere Beobachtungen noch ungemein verlängert worden ist; selbst bei einer Reihe von Farnen, unter anderen bei unserem Adlerfarn sind Nektarien aufgefunden worden¹⁾. Der Unterschied zwischen floralen und extrafloralen Nektarien ist häufig durchaus kein scharfer; wenn wir soeben die Nektarien an den Hüllschuppen der Compositen zu den floralen Gebilden rechneten, so werden wir auch die Nektarien auf etwas tiefer stehenden Brakteen, wie bei *Clerodendron*, *Gmelina*, *Melampyrum*, *Triumfetta* etc. wohl noch als zu der floralen Region gehörig betrachten müssen, denn was im Speziellen auch ihre biologische Bedeutung sein mag, so wird sie zweifellos mit den Funktionen der Blüten in irgend einem Zusammenhang stehen. Die Nektarien hingegen, die sich so häufig an den Blättern und Blattstielen befinden, mögen vielleicht ganz andere Funktionen besitzen, sodass also allgemeine Urteile über die biologische Bedeutung extranuptialer Nektarien vorläufig entschieden zu vermeiden sind. So ist denn auch Kerner's Ansicht, nach welcher die extranuptialen Nektarien dazu dienen, die Ameisen abzuhalten nach den Blüten vorzudringen, in dieser allgemeinen Fassung gewiss verkehrt und hat auch bei späteren Forschern nur wenig Anklang gefunden. Kerner's Meinung ist nämlich folgende: bekanntlich gehören die Ameisen, da sie für die Fremdbestäubung der Blüten von geringer Bedeutung sind, zu den unberufenen Gästen derselben; würden sie in die Blüten eindringen und sich des dort aufgespeicherten Nektars bemächtigen können, so würden sie einerseits die Pflanzen der so wichtigen Lockmittel für kreuzungsvermittelnde Insekten berauben, anderseits aber schon durch ihre Gegenwart den Besuch derselben verhindern, deshalb ist es wichtig die Naschhaftigkeit der Ameisen auf für die Pflanze unschädliche Bahnen abzulenken; und diesem Zwecke dienen nun

1) Delpino betrachtet sogar neuerdings die Zuckerabsonderungen gewisser Eichengallen, sowie die Zuckerausscheidungen der Spermogonien von gewissen *Acidiomyceen* als Lockmittel für und Anpassungen an die Ameisen, eine Annahme die doch wohl schon die Grenzen der berechtigten Hypothese überschritten haben dürfte.

nach Kerner die extranuptialen Nektarien. Dass dies nicht allgemein richtig ist, geht schon daraus hervor, dass auch windblütige Pflanzen, ja selbst Farne derartige Nektarien besitzen, vor allem aber daraus, dass sich die Ameisen vom Blütenbesuch, da wo ihnen der Zugang nicht durch mechanische Schutzvorrichtungen versperrt ist, durch extranuptiale Nektarien gar nicht abhalten lassen; welche enormen Quantitäten Zucker müssten auch ausgeschieden werden, um die Ameisen derart zu versorgen, dass dieselben nicht mehr das Bedürfnis fühlen, nach neuen ergiebigen Quellen zu suchen. Huth hat dann wenigstens die Doppelfunktion der extranuptialen Nektarien zugelassen und unterscheidet darauf hin myrmekophile und myrmekophobe Pflanzen, doch ist die Funktion der extranuptialen Nektarien als Ablenkungsmittel weder in einem bestimmten Falle erwiesen, noch auch wahrscheinlich.

Noch weniger Berechtigung hat die Annahme Bonnier's, dass diese Nektarien Reservestoffbehälter seien, was schon deshalb nicht anzunehmen ist, da der ausgeschiedene Zucker entweder von Insekten ausgebeutet oder vom Regen abgewaschen wird, jedenfalls aber nicht der Pflanze wieder zugut kommen kann. Dagegen ist der Schutz, der den Blättern durch den Besuch von Ameisen gewährt wird, in einer Reihe von Fällen erwiesen, namentlich schützen in Südamerika die gewöhnlichen Ameisen die Blätter in hervorragendem Maße gegen die verheerenden Blattschneideameisen, auf die wir noch zurückkommen werden, während neuerdings Burek auch auf Java große Ameisen beobachtet hat, welche gewisse Blätter zerfressen, und auch diese wurden durch kleinere, Nektarien besuchende Ameisen wirksam ferngehalten. Gerade dies ist eine sehr wichtige Beobachtung, da man bei dem Fehlen der Blattschneideameisen in Südasien die Vorteile der Myrmekosymbiose für die Pflanzen daselbst sich nie recht hat erklären können. Für die myrmekotrophe Funktion der Nektarien spricht aber besonders auch die häufig bei denselben bemerkbare auffallende und vom übrigen Gewebe abweichende Färbung, die anderweitig schwer zu verstehen wäre, während die von Schimper mit buntfarbigen Papierschnitzeln angestellten Versuche beweisen, dass die Ameisen auch ungewohnten Farbenmerkmalen sehr schnell ihre Aufmerksamkeit zuwenden. Im Anschluss hieran macht Ludwig in Greiz darauf aufmerksam, dass manche Pflanzen sogar den Weg zu diesen extrafloralen Nektarien durch auffallend gefärbte Punkte und Striche anzudeuten pflegen.

Aus dem Angeführten geht also als sicher hervor, dass den extranuptialen Nektarien in vielen Fällen die ganz besondere Fähigkeit zukommt, Ameisen anzulocken, ferner, dass diese Pflanzen von Seite der sie besuchenden Ameisen einen ganz erheblichen Schutz genießen. Ob resp. in welchen Fällen diese Nektarien nun ausschließlich myrmekotrophe Funktion haben, ferner ob diese Organe ausschließlich

auf dem Wege der Selektion entstanden sind, oder, wie Beccari meint, infolge von gewissen, von den Ameisen auf die Pflanzen ausgeübten Reizen, also gewissermaßen direkt von den Ameisen gezüchtet worden sind, dies sind Fragen, über die wir bei dem augenblicklichen Stand der Thatsachen kaum berechtigt sind, mehr als Vermutungen zu äußern. Ferner ist der Nutzen, der den myrmekotrophen Pflanzen durch die Ameisen gewährt wird, für die einzelnen Fälle genau zu spezialisieren, denn falls hauptsächlich die Selektion bei der Bildung resp. der Fixierung der Nektarien thätig war, so ist es kaum zu bezweifeln, dass die weitere Ausbildung der Organe in Relation zu der zunehmenden Schädlichkeit ganz bestimmter Pflanzenfeinde vor sich gegangen ist, genau analog den ja sehr bekannten Beziehungen der Blütenentwicklung zu den Kreuzungsvermittlern; man wird also in den einzelnen Fällen viel mehr spezialisieren müssen, und jeder einzelne gut beobachtete und sichere Fall wiegt eine Menge allgemein und halb konstaterter Fälle derartiger Anpassung an Bedeutung auf.

Im Anschluss hieran sei es mir gestattet kurz eine Frage hinzuwerfen, die, soweit mir bekannt, nie berührt worden ist, aber doch der Diskussion und wenn möglich der experimentellen Untersuchung zugänglich gemacht zu werden verdient. Wie sehr die meisten Pflanzen durch die Blattläuse leiden, ist bekannt, die Schutzeinrichtungen gegen dieselben sind noch wenig studiert, scheinen aber im allgemeinen unzureichend, zumal da die Blattläuse ja unter der Protektion der Ameisen stehen, von ihnen bewacht, beschützt und verpflanzt werden. Wäre es nun nicht denkbar, dass für gewisse Fälle die extranuptialen Nektarien eine Schutzmaßregel gegen die Blattläuse sind, indem sie den Ameisen das, was dieselben sonst nicht ohne erhebliche Mühe und Geduld mittels der Blattläuse erlangen, freiwillig fertig bieten, sei es, dass sie sich die Blattläuse züchtenden Ameisenarten dadurch fernhalten, dass sie sich mit Schutztruppen von solchen Ameisenarten umgeben, die keine Relation zu Blattläusen haben, sei es, dass sie jene Ameisenarten nur in dem gegebenen Falle veranlassen, davon Abstand zu nehmen, die betreffende Pflanze mit Blattlauskolonien zu besetzen, resp. spontan entstehende Kolonien zu beschützen. Jedenfalls würde die Pflanze den Vorteil haben, Ort, Art und Quantität des Tributes an die Ameisen selbst bestimmen zu können, während im Gegensatz hierzu die Blattläuse ja gerade diejenigen Orte (junge Organe etc.) aufsuchen, welche vor allen Dingen des Schutzes bedürfen¹⁾. —

1) Büsgen wendet sich, auf Berechnungen gestützt, gegen die Ansicht, als seien die Blattläuse den Pflanzen dadurch mehr nützlich als schädlich, dass die Pflanzen sich gerade durch die Blattläuse des Schutzes der Ameisen vergewisserten. Mit Recht hebt er hervor, dass ein Sechstel der gesamten

Wir haben bisher nur von den zuckerabsondernden Nektarien als myrmekotrophen Bildungen gesprochen; um den Schutz der Ameisen zu genießen, zahlen die Pflanzen aber zuweilen auch noch viel wertvolleren Tribut. Bekanntlich sind die Pflanzen überall dort verschwenderisch, wo es sich um Kohlehydrate und sonstige stickstofffreie Substanzen handelt, während sie sich meist von der äußersten Sparsamkeit leiten lassen, wo stickstoffhaltige Substanzen im Spiele sind. Die gut untersuchten Verhältnisse beim Laubfall z. B. zeigen dies aufs deutlichste, ebenso die sorgsame Vererbung der Proteinstoffe auf die Nachkommenschaft. Trotzdem sind jetzt schon 3 Fälle bekannt, in denen solche wertvolle Stoffe freiwillig von der Pflanze den Ameisen überlassen werden. Der erste und am besten bekannte Fall findet sich bei *Cecropia*-Arten Südamerikas, auf die wir noch zurückkommen werden. Sie sondern am Grunde des Blattstieles zwischen dichtstehenden Härchen kleine elliptische, hauptsächlich aus Proteinstoffen und Fett bestehende Zellmassen aus, von Schimper nach dem Entdecker derselben, Fritz Müller in Blumenau, Müllersche Körperchen genannt, denen die Ameisen äußerst eifrig nachstellen und die beim Fernhalten der Ameisen nutzlos abfallen.

Ganz ähnliche Gebilde befinden sich auf einer gleichfalls myrmecoxenen *Acacia*-Art Mittelamerikas an den Enden der kleinen Fiederblättchen; sie werden nach dem Entdecker als Ball'sche Körperchen bezeichnet; neuerdings sind dem Wesen nach wahrscheinlich gleiche, der Form nach andere, nämlich becherförmige Gebilde auf den umgewandelten Kelchen von 2 myrmekotrophen *Thunbergia*-Arten beobachtet, die nach dem Entdecker Burek'sche Becher resp. Körperchen genannt werden mögen; auch diese fallen bei fehlendem Zutritt von Ameisen nutzlos ab; in allen 3 Fällen scheinen sich die Körperchen allmählich aus Drüsenorganen entwickelt zu haben, was noch am deutlichsten bei den Burek'schen Bechern zu erkennen ist, die aber auch schon keinen Zucker mehr secernieren.

Von andern myrmekotrophen Substanzen wissen wir bisher nichts; würden die Ameisen Stärke als Nahrung benutzen, so stände ihnen ja überall dieselbe in Knollen, Brutknospen etc. in genügender Menge zur Verfügung, und es würde wohl kaum besonderer Anpassungen für die Lieferung dieses Stoffes bedürfen, im Gegenteil wohl eher Schutzmaßregeln gegen die übertriebene Ausbeutung.

Myrmekotrophe Organe dienen nach dem, was wir anführten, fast ausschließlich dazu, der betreffenden Pflanze den nötigen Schutz der Ameisen zu sichern, nur zwei Fälle sind konstatiert, wo sie im Gegensatz hiezu die Ameisen anlocken sollen, um sie dann dem Ver-

Blattproduktion doch ein zu hoher Preis für diesen Schutz sei; auch fand er nicht, dass blattlausfreie Bäume erheblich mehr durch Raupenfraß leiden als Blattläuse beherbergende.

derben preiszugeben; das ist, wie schon lange bekannt, bei den Becherpflanzen *Nepenthes* der Fall, wo an der Außenseite des Bechers zerstreute Nektarien den Ameisen den Weg weisen sollen zu den vielen Nektarien des Becherrandes und des Deckels, die wieder durch die daran sich schließende glatte Fläche den ausgleitenden und in den Bechergrund fallenden Ameisen gefährlich werden. Ähnlich liegt der Fall nach Trelease bei *Sarracenia*, für welche Pflanze Delpino freilich annimmt, dass die Nektarien des Bechers Ameisen zum Schutze anlocken sollen.

Nachdem wir somit das wesentlichste über die Myrmekotrophie gesagt haben, wenden wir uns den myrmekodomen Pflanzen zu. Wie es für die myrmekotropen Organe in vielen Fällen zweifelhaft bleiben muss, ob sie ursprünglich in Relation zu dem Ameisenbesuch entstanden sind, oder erst später ihre Funktion übernommen haben, ob sie ferner neben der myrmekotropen Funktion noch andern Zwecken dienen, genau so ist es auch mit den myrmekodomen Organen. Deshalb aber, wie es neuerdings versucht wurde, die Fälle der Myrmekodomie vollkommen aus dem Begriff der Myrmekosymbiose auszuschließen, ist ebenso verkehrt wie das Umgekehrte, wozu früher eine gewisse Neigung bestand. Nur da ist nach unserer im Anfang gegebenen Definition eine Grenze der Myrmekosymbiose zu ziehen, wo von Anpassungen überhaupt nicht die Rede ist, wo also z. B. die Ameisenwohnungen weiter nichts sind als Höhlungen oder Schutzdächer, die ohne Dasein der Ameisen ebensogut phylogenetisch entstanden wären, oder wo es sich um pathologische Verhältnisse handelt, z. B. um von den Ameisen ausgehöhlte Gänge, oder um eine Folge von Reizerseheinungen, die bisher noch keine erblichen Modifikationen des Pflanzenkörpers veranlasst haben.

Vor allem gut bekannt und sicher gestellt ist die Myrmekodomie bei der schon oben erwähnten zu den Artocarpaceen gehörigen Gattung *Cecropia*, kleineren Bäumen Südamerikas, die wegen der Verwendung ihrer hohlen Stammglieder auch Trompetenbäume genannt werden. Die Thatsache, dass diese Stammglieder von Ameisen bewohnt werden, wird schon 1648 von Maregravius, 1658 von Piso erwähnt; die genaue Kenntnis der Symbiose verdanken wir aber Fritz Müller in Blumenau und namentlich Schimper in Bonn, der die Bäume in Südamerika selbst sorgfältig studiert hat. Die Besiedelung der jungen Pflanzen durch Ameisen geht auf folgende Weise vor sich. Oberhalb des Blattstieles, also in der Achsel eines jeden Blattes befindet sich eine vertikal laufende Rinne, die an ihrem oberen Ende, unter dem nächst höheren Blattknoten eine Vertiefung besitzt; hier durchbeisst das trüchtige Weibchen das gerade an dieser Stelle dünnere Gewebe des Holzkörpers und schlüpft in die hohle Kammer hinein, um daselbst die Eier abzulegen; die durch die Ameise hervorgerufene Wunde schließt sich bald durch stark wucherndes Gewebe, das der Gefangenen

zur Nahrung dient, oder wenigstens auf irgend eine Weise verbraucht wird. Dies geht aus folgender Thatsache hervor: manehmal werden die Ameisenweibchen von Schlupfwespen befallen und sterben dann im Innern der Kammer, in diesem Falle wird also das Wachstum des blumenkohlartig wachsenden Wuchergewebes nicht beschränkt und letzteres füllt die ganze Höhlung des Stengelgliedes aus; so kann man also schon an der Wucherung erkennen, ob die Glieder ein totes Weibchen oder eine lebende Kolonie beherbergen. Die jungen Ameisen eröffnen dann später wieder an derselben Stelle durch ein Loch die Verbindung mit der Außenwelt. In diesem Falle haben wir nun eine sehr deutliche Anpassung an die Ameisen vor uns; nicht die Höhlung der Glieder ist die Hauptsache, denn diese finden wir bei vielen Pflanzen ohne irgend welche Beziehung zu den Ameisen, sondern die im voraus angelegte dünnere und vertiefte Stelle, dort wo die Wand später durchbohrt wird, ein durchaus allein stehender Fall dieser Art; die Dünne der Wand wird hergestellt 1) durch eine Lücke in der inneren Zone dickwandigen verholzten Parenchyms, 2) durch das Ausbleiben der Bildung von Zwischenbündeln, 3) durch die schwache Ausbildung resp. das gänzliche Fehlen des Collenchyms, endlich 4) durch die viel geringere Thätigkeit des Cambiums. Die Probe dafür, dass diese morphologische Abnormität in Beziehung zu Ameisen steht, wird auf glänzende Weise durch die Beobachtung geliefert, dass eine andere, Ameisen nicht beherbergende *Cecropia*-Art zwar die durch Knospendruck hervorgerufene Rinne, nicht aber diese präformierte Stelle besitzt. Gerade bei dieser *Cecropia* ist nun aber auch der Nutzen, den die Pflanzen durch die Ameisen haben, aufs deutlichste erwiesen, da einige der nicht bewohnten Bäume gleicher Art von Blattschneideameisen traurig zugerichtet waren. Diese merkwürdigen Blattschneideameisen nämlich beißen mit ihren scharfen Kiefern aus den Blättern mehr oder weniger runde Stücke von der Größe eines Zehnpfennigstückes heraus und tragen dieselben in ihre unterirdischen Bauten, wo sie sie aufeinanderschichten und nach Belt eine Art Pilzzucht darauf anlegen. Die eben erwähnte 2. *Cecropia*-Art, die keine Ameisen beherbergt, soll nach Schimper durch ihre glatten Stengel geschützt sein. Gleichfalls sehr früh bekannt, nämlich schon 1651 von Hernandez erwähnt, 1697 von Commelyn genauer beschrieben, ist die Myrmekodomie von zwei *Acacia*-Arten Südamerikas, von denen die eine schon oben als auch myrmekotrophisch erwähnt wurde. Die paarigen, Büffelhorn-ähnlichen, mächtig angeschwollenen Stipularstacheln derselben sind im Innern hohl, und werden von Ameisen bewohnt, die an anatomisch nicht näher umschriebenen Stellen sich die Zugangsöffnung bohren. Da diese dicken hohlen Stacheln als Schutzwaffe weniger Bedeutung haben als die dazwischen manchmal vorkommenden kleineren soliden, und sogar an in Gewächshäusern ohne Ameisenzutritt gezogenen Pflanzen sich finden, so sind diese Auf-

treibungen wohl sicher erbliche Anpassungen an die Ameisen. Auch hier ist der Nutzen der Ameisen für die Belaubung experimentell nachgewiesen, und auch diese Pflanzen sind nebenher noch myrmekotroph, *Acacia sphaerocephala* sogar in doppeltem Sinne, einerseits durch die gewöhnlichen schüsselförmigen Nektarien der Akazien an den Blattstielen, anderseits durch die Belt'schen Körperchen. Bei einer dritten *Acacia*-Art, aus Afrika, finden sich ähnliche Auftreibungen, aber mit Spalten, doch ist die Myrmekodomie hier noch nicht sicher erwiesen, ebensowenig die Entstehungsweise der Spalten; die Annahme, dass die Auftreibungen Gallen seien, ist deshalb wohl sicher unzutreffend, da ich in einer noch vollkommen geschlossenen Blase zwar noch die zerrissenen Markfetzen aber keine Spur eines Tieres sah, womit Schweinfurth's Beobachtung, dass auch in Cairo an kultivierten Exemplaren die Blasen vorkommen, übereinstimmt, so dass die Ansicht, dass hier gleiche Verhältnisse vorliegen wie bei den amerikanischen Arten, gewiss berechtigt ist. Ziemlich deutliche Bohrlöcher, die ich an einer jungen Blase dieser afrikanischen Art beobachten konnte, weisen auch hier darauf hin, dass die Spalten nicht spontan entstehen.

Auch das von Beccari entdeckte *Clerodendron fistulosum* zeigt eine hohe Ausbildung der Myrmekodomie; die hohlen Stengel sind dicht unterhalb der Blattinsertionen an scharf umschriebenen, im Verhältnis zur Umgebung viel dünneren, etwas hornartig vorgezogenen Stellen von den Ameisen durchbohrt, die zu gleicher Zeit durch die unzähligen Nektarien der Blattunterseite Nahrung finden.

Diese 3 Fälle sind die bei weitem am besten und sichersten bekannten myrmekodomen Anpassungen. Die von Bower untersuchte *Humboldtia laurifolia* hat gleichfalls mit lockerem Mark angefüllte Auftreibungen der Stengel, die an der Spitze der Internodien eine ovale Oeffnung besitzen; Bower glaubt aus jugendlicheren Stadien schließen zu dürfen, dass sie spontan aufspringen, doch ist dies noch nicht erwiesen. Myrmekotrophe Nektarien finden sich zahlreich an den großen Stipeln.

Ähnliche Auftreibungen der Stengel sind nun schon in einer größeren Anzahl von Fällen beobachtet, namentlich von Beccari und Schumann, z. B. bei den Euphorbiaceengattungen *Macaranga* und *Endospermum* im malayischen Archipel, bei den Rubiaceen *Nauclea* und *Sarcocephalus* in Ostasien, *Duroia* in Amerika, *Cubiera* und *Canthium* in Afrika, bei der Lauracee *Pleurothyrium* in Südamerika, bei der Paropsiceengattung *Barteria* in Afrika, bei *Cordia gerascanthus* in Amerika, bei der Monimiaceengattung *Kibara* und bei *Myristica*-Arten in Papuasien, welcher Liste ich noch eine bisher unbeschriebene Meliacee *Amoora myrmecophila* n. sp. aus Neu-Guinea hinzufügen möchte. In allen diesen Fällen handelt es sich um lokale Auftreibungen, die durch Löcher oder Spalten zugänglich gemacht wurden;

dass diese Spalten spontan entstehen, ist nie wirklich erwiesen; Schumann glaubt es für eine Reihe von Fällen wahrscheinlich machen zu können, doch kann ich wenigstens für *Myristica* erhebliche Gründe dagegen anführen, da es sich bei ihnen sicher nachweisen lässt, dass auch das Mark erst durch die Ameisen abgetragen wird. Meist, aber nicht immer, finden sich die Spalten an den Orten des geringsten Widerstandes, also oberhalb oder unterhalb der Blattinsertionen; die Spaltenform erklärt sich meines Erachtens daraus, dass die Höhlungen angebohrt werden, bevor das Internodium die definitive Länge erreicht hat. Doch mögen immerhin diese Verhältnisse bei den einzelnen, zu so vielerlei Familien gehörigen Pflanzenarten verschieden sein.

Im Anschluss hieran sind einige sehr interessante ostasiatische Pflanzengattungen aus der Familie der Rubiaceen zu erwähnen, die Anlass zu allerlei Diskussionen namentlich zwischen Beccari und Treub gegeben haben; *Myrmecodia* und *Hydnophytum* sind die wichtigsten derselben mit beinahe 60 hauptsächlich Papuasien bewohnenden Arten. Es sind Epiphyten mit oft kopfgroßen Stengelaufreibungen, die von labyrinthischen, mit der Außenfläche kommunizierenden Gängen und Gallerien durchzogen sind; diese Gänge sind von einer Korkschicht umgeben, die von Lenticellen-artigen Bildungen durchsetzt wird; die Korkschichten entstehen auch bei Ausschluss der Ameisen, worauf dann das abgeschlossene, ursprünglich die Gänge ausfüllende Wassergewebe kollabiert, auch die Kommunikationen mit der Außenwelt sind wenigstens teilweise spontanen Ursprungs. Hieraus allein aber den Schluss zu ziehen, dass die Pflanzen nicht myrmekophil seien, ist gewiss nicht berechtigt, mit demselben Recht könnte man es im Gegenteil als eine sehr hohe Art Anpassung ansehen, analog den oben besprochenen Fällen. Dass die Höhlungen Durchlüftungskammern, des Wassergewebes seien, scheint wenig wahrscheinlich, denn bei ebenso großen Luftknollen anderer Pflanzen finden wir nirgends ein derartiges System entwickelt, auch möchten Durchlüftungskammern die durch Kork abgeschlossen mit großem Substanzverlust erzeugt und durch Lenticellen zugänglich gemacht werden müssen, kaum den ökonomischen Grundsätzen, die wir sonst bei den Pflanzen zu finden gewohnt sind, entsprechen. Beccari hat schon darauf hingewiesen, dass die anatomisch den Lenticellen ähnlichen Organe vielleicht absorbierenden Funktionen dienen, wie überhaupt der interessanten Frage, ob der ja gewiss stickstoff- und salzreiche Ameisenkot von Seite der Pflanze irgend eine Verwendung findet, bisher noch niemand näher getreten ist.

Die gleichfalls merkwürdigen Höhlungen in einer *Nepenthes*-Art sowie die von Goebel studierten Ameisenhöhlen in malayischen Farnen lassen wir unberücksichtigt, ebenso auch die vielen Fälle, wo erweiterte Blattscheiden, vergrößerte Stipularbildungen, zurück-

gekrümmte Fiederblättchen den Ameisen als Unterschlupf dienen, weil hier überall Myrmekosymbiose zwar wahrscheinlich, aber nicht ganz sicher konstatiert ist. Dagegen wenden wir uns jetzt den Fällen der Myrmekodomie zu, wo die Hohlräume nicht auf Zerreißung resp. Aus-
 höhlung anfangs geschlossener Gewebe beruhen, sondern durch ungleichmäßiges Wachstum gebildet und demnach mit Epidermis überzogen sind. Vor allem ist dies der Fall bei Melastomaceengattungen aus Südamerika, *Tococa*, *Microphysca*, *Maieta*, *Myrmedone* und *Calophysca*, sowie bei einer Art der schon oben erwähnten Rubiaceengattung *Duroia*, endlich bei der Rubiacee *Remija physophora*, gleichfalls aus Südamerika. Auch die durch die Entstehungsweise merkwürdigen Höhlenbildungen bei *Cordia nodosa* gehören hierher. Die afrikanische Sterculiacee *Cola marsupium*, malayische Aselepiadeen aus der Gattung *Dischidia* sowie *Conchophyllum*, endlich eine *Vitex* aus Neu-Guinea sind nur verdächtig als myrmekodome Pflanzen. Mit Recht macht Schumann darauf aufmerksam, dass namentlich die Pflanzen dieser Gruppe sich so häufig durch eine eigentümlich borstige, fuchsige-braune Behaarung auszeichnen. — Meist bestehen die Anpassungen dieser Pflanzen in besonders blasenartig aufgetriebenen Anhängseln der Blattbasis, zuweilen finden sich diese Ausstülpungen aber am Blattstiele, ja bei *Calophysca* sogar an den Zweigen unmittelbar unterhalb der Blattstiele. Diese Hohlräume münden gewöhnlich auf der Blattunterseite in den Winkeln der basalen Blattnerven aus, sie entsprechen in diesem Fall vergrößerten Domatien, bei *Duroia* dagegen ist die Mündung auf der Blattoberseite. Meist hat jede der 2 Blasen einen gesonderten Ausführungsgang, in einem Falle vereinigen sie sich jedoch. In manchen dieser Höhlungen sind Ameisen gefunden, ohne dass hieraus allein natürlich ein Schluss auf Myrmekosymbiose gestattet wäre, aber man kann sich kaum eine andere Funktion dieser Höhlungen vorstellen. Einige dieser Pflanzen sind myrmekoxen, z. B. die Rubiaceen, bei denen ganz gegen die Regel in der Familie nach dem Abfallen der Nebenblätter ein Kranz von Stipulardrüsen stehen bleibt. Für die Melastomaceen dagegen sind myrmekotrophe Organe bisher nicht bekannt geworden, und diese bilden mit *Kibara*, *Myristica* und wenigen anderen die einzigen Fälle, wo Myrmekodomie sich nicht zu Myrmekoxenie erweitert hat, wenngleich wie wir sehen werden, es gerade in diesen Fällen auch zweifelhaft ist, ob man von echter Myrmekosymbiose sprechen darf.

Ich habe die *Myristica*-Arten recht genau geprüft, und dabei haben sie sich, was wahrscheinlich auch bei *Kibara* der Fall, als auf seltsame Weise indirekt myrmekotroph erwiesen ¹⁾. Sie geben nämlich, wie

1) Durch nachträgliche Prüfung eines sehr reichlichen Materiales gelangte ich dazu, meine früher in Bezug auf diese Verhältnisse ausgesprochenen Ansichten in einzelnen Punkten zu modifizieren.

schon Beccari für *Kibara* zeigte, in ihren Höhlungen den Ameisen Gelegenheit, Kolonien von Schildläusen anzulegen, die ja den Ameisen gegenüber vollkommen die Rolle spielen wie extranuptiale Nektarien, nur dass sie beweglich und versetzbar sind. Merkwürdigerweise findet man diese Schildläuse immer nur in den Zweighöhlungen, nie auf den Aesten oder Blättern selbst, und zwar habe ich neuerdings einen ganz sicheren Fall beobachten können, wo sie vollkommen von dem Zweig eingeschlossen waren, so dass die Ameisen wohl hinzu konnten, die Schildläuse aber nicht allein ihre Behausung verlassen konnten. Sie waren offenbar, da die nachträgliche Verengerung der Zugänge durch Wuchergebilde nur eine sehr geringe war, jung hineingebracht und dort dann so gewachsen. Die Höhlungen im Mark sind völlig ohne Lenticellen, und durch einen Ring verholzter Markzellen dicht abgeschlossen, so dass von Absorptionsfähigkeit der Pflanze daselbst kaum die Rede sein kann. Auch sonst ist der Nutzen der Ameisen für die *Myristica* sehr problematisch. Andererseits gibt es Thatsachen, die darauf hinweisen, dass diese Höhlungen in der That nichts sind als Ameisengallen. Sie liegen ganz unregelmäßig zerstreut, bald zu mehreren dicht neben einander, bald durch eine Reihe von Internodien getrennt, bald sind sie stark geschwollen und kurz, bald langgestreckt, bald oben im Internodium, bald unten, bald unterhalb des Blattstieles, auch die Oeffnungen sind unregelmäßig; sie sind ohne Beziehung zu der Blütenregion, auch an jungen noch nicht blühenden Bäumen von mir gefunden. Eine junge Blase war noch größtenteils mit Mark gefüllt, das nur an einer kleinen Stelle angefressen war, die Markzellen waren abgestorben, und durch einen Ring verholzter Zellen von dem gesunden Mark sowie dem Xylem scharf getrennt, also jedenfalls war die Anschwellung vor der Aushöhlung durch die Ameisen entstanden, auch ist ihr eine gewisse Aehnlichkeit mit Gallen nicht abzusprechen; von einem andern Insekt aber war in diesem Mark nichts zu entdecken. Also entweder sind es wie bei *Cecropia* für die Ameisen vorgebildete Erweiterungen, dagegen aber spricht die Unregelmäßigkeit der Gestalt und des Auftretens, oder aber sie sind durch die Ameisen hervorgerufene, also in gewissem Sinne pathologische Erscheinungen, und dies ist bei dem bekannten vorzüglichen Instinkt der Ameisen sicher nichts unnatürliches. Die Ameisen würden also, falls dies richtig, an noch wachstumsfähigen Spitzen auf irgend eine Weise, wohl durch Ameisensäure, das Gewebe zu lokalem Wachstum anregen, das mit dem Absterben und Abschließen des betr. Gewebes endigt, und würden später dann wiederkommen, die so erzeugten Anschwellungen öffnen, aushöhlen und als Ställe für die Schildläuse sowie als Wohnräume benutzen. In diesem Falle würde also *Myristica* und wohl auch *Kibara* nicht zu den eigentlich myrmekosymbiotischen Pflanzen zu rechnen sein, obgleich es ja denkbar wäre, dass wir hier die allererste Stufe dieser ganzen Erscheinungsreihe vor uns hätten;

denn falls die Ameisen für die Pflanze nützlich sind, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Reaktionsfähigkeit der Pflanze gegen die von den Ameisen ausgeübten Reize sich nicht nur mit der Zeit wird verstärken können, sondern dass aus ihr allmählich auch eine erbliche Erseheinung werden kann, die selbst dann eintritt, wenn kein Reiz mehr ausgeübt wird, etwa analog dem bei gewissen Saprolegniaceen eintretenden Falle, wo die Oosporen, obgleich sie des anregenden Reizes der Befruchtung durch Antheridien entbehren, dennoch genau ebensogut zur Reife gelangen wie ihre Verwandten, die den Befruchtungsreiz nicht entbehren können.

Bei den Melastomaceen scheinen doch wohl schon erbliche Verhältnisse vorzuliegen, obgleich der Umstand, dass die Blasen ungleichmäßig groß sind, häufig an der einen Blatthälfte und an kleineren Blättern völlig fehlen, dafür spricht, dass die Anpassung noch nicht in besonders hohem Maße fixiert ist; das gleiche ist bei den Akazien der Fall, wo auch zuweilen gewöhnliche Stipularstacheln mit den aufgetriebenen wechseln. Wir haben demgemäß hier alle Uebergänge von den einfachsten Formen zu den kompliziertesten; Fälle wo das Mark nur ausgehöhlt, nicht dilatirt wird, wie bei *Triplaris*, bilden die primitivste Stufe, und Fälle wo das ganze Mark nur ungewöhnlich erweitert ist, offenbar die Folge eines Reizes, aber ohne Blasenbildung und Abtrennung vom normalen Mark, wovon ich auf der Molukkeninsel Batjan an einer mir unbekannten Pflanze einen prägnanten Fall beobachten konnte, bilden den fast unmerklichen Uebergang zu den komplizierteren Fällen. Myrmekosymbiose im eigentlichen Sinne beginnt aber erst da, wo die erste, wenn auch minimale im Interesse der Ameisen gelegene Abänderung des Pflanzenleibes zu einer erblichen Eigentümlichkeit der Pflanze geworden ist.

Ueber das Vorkommen von *Carterius Stepanovii* Petr und *Heteromeyenia repens* Potts in Galizien.

Von Dr. A. Wierzejski in Krakau.

C. Stepanovii Petr [*Dossilla Stepanovii* Dyb.¹⁾] gehört bekanntlich zu den allerseltensten Spongilliden Europas, da er seit seiner Entdeckung im See Wielikoje (Südrussland) 1884 nur noch an zwei Standorten in Mittel-Europa: nämlich in Deutschbrod (Böhmen) 1885 von Petr²⁾ und in Ungarn (Fundort unbekannt) von Dr. Traxler³⁾

1) Diese Art hat Dr. W. Dybowski aufgestellt in Berichten der naturf. Ges. d. Chark. Univ., 1884.

2) F. Petr, Dodatky ku fauně českých húb. etc., 1886.

3) Dr. L. Traxler, Enum. Spongill. Hungariae. Edit. Musei Nat. Hung. Budapestensi 1889 (ungarisch).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [12](#)

Autor(en)/Author(s): Warburg Otto

Artikel/Article: [Ueber Ameisenpflanzen \(Myrmekophyten\). 129-142](#)